

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
MAXIME LÉVEILLÉ

EFFETS DES CHANGEMENTS ONTOGÉNIQUES DU RÉGIME
ALIMENTAIRE ET DE LA BIOMASSE DES PRODUCTEURS PRIMAIRES SUR
LA CROISSANCE À COURT TERME DES POISSONS

DÉCEMBRE 2009

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord remercier mes directeurs de maîtrise, Marco A. Rodríguez et Pierre Magnan, pour m'avoir transmis leurs connaissances tout au long de la réalisation de ce projet. Je remercie également les professeurs Gilbert Cabana et Hélène Glémet pour leur aide sur différents aspects du projet et pour leur participation à mon comité d'orientation.

J'aimerais aussi remercier Andréanne Paris, Jean-François Déry, Oumarou Sidibe, Julien Lacharité et Gabrielle Trottier pour leur aide sur les travaux de terrain et en laboratoire. Je remercie également les membres du Groupe de Recherche sur les Écosystèmes Aquatiques pour les nombreux échanges constructifs entourant mon projet.

Finalement, je remercie mes deux directeurs pour leur support financier apporté via le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT).

AVANT-PROPOS

Ce mémoire comprend deux chapitres. Le premier chapitre est une synthèse en français de mon projet de maîtrise. Le second chapitre a été rédigé en anglais sous forme d'article scientifique, selon les directives du *Journal Canadien des Sciences Halieutiques et Aquatiques*. Ce chapitre présente les résultats détaillés de mon projet de maîtrise.

RÉSUMÉ

Les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons permettent d'augmenter le gain en énergie afin d'optimiser le taux de croissance. Plusieurs facteurs peuvent affecter les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons : l'habitat, les contraintes liées à la taille, le comportement de quête alimentaire et la quantité de nourriture disponible. Comme la production primaire peut être séparée en production pélagique et production benthique, il est important de considérer ces deux sources lorsque l'on étudie l'ontogénie du régime alimentaire des poissons. Dans cette étude, nous avons examiné l'effet des changements ontogéniques du régime alimentaire et de la biomasse de phytoplancton et de périphyton sur la croissance à court terme (rapport ARN /ADN) des poissons provenant du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). L'utilisation des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$) nous a permis de déterminer la contribution des sources de nourriture (benthique ou pélagique) dans le régime alimentaire des poissons. Les résultats suggèrent que 11 espèces récoltées ont changé de sources de nourriture durant leur ontogénie. Le taux de croissance à court terme des individus a diminué chez trois espèces lors de la transition alimentaire entre les sources de nourriture pélagiques et benthiques. Chez ces espèces, les changements de type de proies impliquent une variation dans l'apport et la dépense énergétique pour la quête de la nourriture. Il y a eu deux espèces de poissons où le rapport ARN/ADN a varié avec la longueur totale. La croissance à court terme n'a pas variée selon nos variables explicatives chez six espèces. Nos résultats indiquent également que la croissance à court terme des poissons n'a pas été influencée par la biomasse de phytoplancton ni par celle du périphyton.

Mots-clés : changements ontogéniques, régime alimentaire, croissance à court terme, isotopes stables, producteurs primaires.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
AVANT-PROPOS	iii
RÉSUMÉ	iv
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	iv
 CHAPITRE I EFFETS DES CHANGEMENTS ONTOGÉNIQUES DURÉGIME ALIMENTAIRE ET DE LA BIOMASSE DES PRODUCTEURS PRIMAIRES SUR LA CROISSANCE À COURT TERME DES POISSONS	 1
Introduction	1
Méthodes.....	2
<i>Aire d'étude et échantillonnage des poissons</i>	2
<i>Biomasse des producteurs primaires</i>	3
<i>Analyses du rapport ARN/ADN</i>	3
<i>Analyses isotopiques ($\delta^{13}C$)</i>	4
<i>Analyses quantitatives</i>	4
Résultats	5
Discussion	6
<i>Changement du régime alimentaire durant l'ontogénie</i>	6
<i>Effet des changements ontogéniques sur la croissance à court terme</i>	7
<i>Effet de la biomasse des producteurs primaires sur la croissance à court terme</i>	8
<i>Conclusions</i>	8
 CHAPITRE II EFFECTS OF ONTOGENETIC DIET SHIFTS AND PRIMARY PRODUCERS BIOMASS ON SHORT- TERM GROWTH OF FISH.....	 10
Abstract	11
Résumé.....	11
Introduction	13
Materials and methods.....	15
<i>Study area and fish sampling</i>	15
<i>Biomass of primary producers</i>	16

<i>RND/DNA ratio analyses</i>	16
<i>Stable isotopes analyses ($\delta^{13}\text{C}$)</i>	17
<i>Statistical analyses</i>	17
Results	18
Discussion	20
<i>Shift in diet through ontogeny</i>	20
<i>Effect of diet shifts on short-term growth</i>	21
<i>Effect of primary producers biomass on short-term growth</i>	22
<i>Conclusions</i>	23
Acknowledgements	24
Figure captions	33

LISTE DES FIGURES

2.1	Location of fish (2006; ●), primary producer (2008; x) and primary consumers (2006; ○) sampling stations in Lake St. Pierre (Quebec, Canada)	35
2.2	Schematic representation of model 1 and model 2 components describing the effects of phytoplankton and periphyton biomass, and transition in food source on short-term growth of fish	36
2.3	Variation of $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures for pelagic and benthic baseline organisms in littoral zone of Lake St. Pierre. Grey and black boxes represent pelagic and benthic producers respectively. The dashed line separates the isotopic signatures of pelagic and benthic producers (see text). The x axis represents the longitudinal position $\delta^{13}\text{C}$ values from upstream to downstream of Lake St. Pierre, based on a projection of geographical coordinates of each station on a perpendicular line crossing the lake along its entire width	37
2.4	Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) to estimate the diet shifts of study species during their ontogeny (see text). The solid line represents a lowess smoother. The dashed line separates pelagic and benthic producers, based on their isotopic signatures (see Fig. 3).....	38
2.5	Contour plot representing the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in alewife (<i>Alosa pseudoharengus</i>). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio.....	40
2.6	Contour plot representing the effect of the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in banded killifish (<i>Fundulus diaphanus</i>). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio	41

- 2.7 Contour plot representing the effect of the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio42
- 2.8 Relationship between phytoplankton and periphyton biomass (Chl *a*) from the sampling stations in Lake St. Pierre43

LISTE DES TABLEAUX

2.1.	$\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures of benthic and pelagic baselines (pelagic organisms: <i>Elliptio complanata</i> , <i>Lampsilis radiata</i> and <i>Dreissena polymorpha</i> ; benthic organisms: <i>Gammarus fasciatus</i>) in the littoral zone of Lake St. Pierre	29
2.2.	Results of the general linear model between $\delta^{13}\text{C}$ and total fish length (mm) (values in bold indicate significant relationships; $p < 0.05$)	30
2.3.	Results of the general linear model used to evaluate the effects of $\delta^{13}\text{C}$, total length and their interaction on short-term growth (RNA/DNA). Values in bold indicate a significant interaction between $\delta^{13}\text{C}$ and total fish length (see text)	31
2.4.	Results of the general linear model used to evaluate the effects of phytoplankton and periphyton biomass on short-term growth (RNA/DNA)	32

CHAPITRE I

EFFETS DES CHANGEMENTS ONTOGÉNIQUES DU RÉGIME ALIMENTAIRE ET DE LA BIOMASSE DES PRODUCTEURS PRIMAIRES SUR LA CROISSANCE À COURT TERME DES POISSONS

Introduction

Les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons permettent d'augmenter le gain en énergie et ainsi, d'optimiser leur taux de croissance (Lukoschek et McCormick 2001). La théorie de la quête optimale de nourriture suggère que l'augmentation de la taille des proies dans le régime alimentaire des poissons permet de maximiser les gains et de diminuer les coûts énergétiques (Graeb et al. 2005). Sherwood et al. (2002) ont montré que durant le changement de régime alimentaire, le coût associé à l'activité de nage diminue chez les poissons s'alimentant de proies plus grosses plutôt que de plusieurs petites proies. Plusieurs facteurs peuvent influencer les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons : l'habitat, les contraintes liées à la taille, les comportements de quête de nourriture et la quantité de nourriture. Downing et al. (1990) ont observé, à partir des ouvrages publiés, qu'il existe une corrélation positive entre la productivité primaire et la production en poissons dans des lacs couvrant une grande étendue géographique et une vaste gamme d'états trophiques. Comme la production primaire peut se séparer en production pélagique et en production benthique, il est important de considérer ces deux composantes dans l'analyse des changements ontogéniques du régime alimentaires des poissons.

Le $\delta^{13}\text{C}$ peut révéler l'importance relative de l'origine du carbone pélagique et benthique dans le régime alimentaire des poissons (Vander Zanden et Vadeboncoeur 2002). Le $\delta^{13}\text{C}$ représente l'intégration spatio-temporelle des sources de nourriture assimilée par les organismes (Boostma et al. 1996; Quevedo et Olsson 2006) et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont conservées entre les proies et les prédateurs (Vander Zanden et al. 2006). De plus, les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ de la chaîne trophique pélagique et benthique sont différentes d'un point de vue isotopique (France 1995). Ainsi, la signature en $\delta^{13}\text{C}$ des poissons permet de déterminer l'importance relative des

sources pélagiques et benthiques dans leur régime alimentaire (Peterson and Fry 1987).

Le rapport ARN/ADN constitue une mesure biochimique couramment utilisée comme indice de croissance et de condition des larves de poissons (McNamara et al. 1999, Tardif et al. 2005). L'utilisation de ce rapport est basée sur le principe que la quantité d'ADN cellulaire demeure relativement constante par cellule tandis que la quantité d'ARN varie selon la synthèse de protéines (Buckley et Lough 1987; Weber et al. 2003). Les variations dans le rapport ARN/ADN reflètent les changements dans le taux de croissance (Buckley 1984; Bulow 1987) en réponse à la variabilité des conditions environnementales (Glémet et Rodriguez 2007) ou à des changements dans la nourriture assimilée (Buckley et al. 1999). La relation existant entre le rapport ARN/ADN et le taux de croissance est spécifique aux espèces et dépendante de la taille des individus (Vrede et al. 2002).

Les objectifs de cette étude ont été d'évaluer l'effet des changements ontogéniques dans l'alimentation et de la biomasse des producteurs primaires (phytoplancton et périphyton) sur la croissance à court terme (rapport ARN/ADN) des poissons. Nous avons utilisé les isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$) pour déterminer l'importance relative du carbone d'origine pélagique ou benthique dans le régime alimentaire des poissons. Le lac Saint-Pierre (Québec, Canada) montre des conditions environnementales hétérogènes qui génèrent des habitats très diversifiés (La Violette et al. 2003). Cet écosystème représente donc un bon modèle pour étudier la relation entre les changements ontogéniques du régime alimentaire des poissons et la production pélagique et benthique sur la croissance des poissons.

Méthodes

Aire d'étude et échantillonnage des poissons

Le lac Saint-Pierre est le plus grand lac fluvial (387 à 501 km²) du fleuve Saint-Laurent (Figure 2.1) et contient approximativement 50 espèces de poissons résidentes (La Violette et al. 2003). Le lac Saint-Pierre est composé de trois grandes masses d'eau ayant des propriétés physiques et chimiques très différentes. Les masses d'eau des rives nord et sud sont séparées par un chenal maritime et elles occupent une large zone peu profonde (profondeur moyenne = 3,1 m) (Hudon 1997).

Les différences entre les masses d'eau génèrent des habitats très diversifiés pour les poissons ainsi que des gradients dans la productivité (Tardif et al. 2005).

Les poissons ont été échantillonnés dans la zone littorale du lac Saint-Pierre (profondeur < 2,5 m) par pêche électrique (bateau de type Smith-Root Cataraft 17) à l'été 2006 (21 juin au 24 août). L'échantillonnage s'est effectué dans 80 stations réparties le long des rives nord (Figure 2.1). Chaque station correspondait à un transect d'environ 650 m de longueur à une vitesse 2 km/h⁻¹ (soit 20 min de pêche). Tous les poissons ont été identifiés, mesurés (± 1 mm) et relâchés à l'endroit de leur capture. Des sous-échantillons de poissons ont été conservés sur glace sèche pour les analyses du rapport ARN/ADN.

Biomasse des producteurs primaires

Le phytoplancton et le périphyton ont été échantillonnés du 16 juin au 12 août 2008. Pour estimer la biomasse du périphyton, nous avons disposé 80 bouées liées à une brique par une corde de nylon (6.35 mm de diamètre), le long des rives nord et sud du lac Saint-Pierre. Les bouées ont été placées le plus près possible des stations d'échantillonnage des poissons, (Fig. 2.1). Après trois semaines, nous avons prélevé un segment de corde (50 cm), à une profondeur constante. Les segments de corde ont été déposés dans un récipient contenant 350 ml d'acétone (90%) afin d'en extraire la chlorophylle *a*. De plus, 1 litre d'eau a été récolté aux mêmes stations dans le but d'estimer la biomasse de phytoplancton. Le prélèvement de la chlorophylle *a* du phytoplancton s'est effectué par filtration (Filtre Millipore APFF 0.7 μ m). En laboratoire, la chlorophylle *a* provenant du périphyton et du phytoplancton a été estimée selon les équations de la méthode fluorométrique proposée par Holm-Hansen et al. (1965).

Analyses du rapport ARN/ADN

Afin d'obtenir le rapport ARN/ADN des poissons, nous avons prélevé une partie du muscle blanc derrière la nageoire dorsale. Ensuite, le morceau de muscle a été homogénéisé dans de l'eau distillée (1 g tissu \cdot 5 ml eau⁻¹) (Glémet et Rodriguez 2007) et les acides nucléiques ont été extraits selon la méthode de Kyle et

al. (2003). La quantification de la concentration des acides nucléiques dans le muscle s'est faite selon la méthode microfluorométrique proposée par Kyle (2003).

Analyses isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$)

Pour déterminer les valeurs isotopiques des producteurs pélagiques et benthiques, nous avons estimé les valeurs références à partir des consommateurs primaires (Vander Zanden et Vandeboncoeur 2002). Pour les producteurs pélagiques, nous avons utilisé des organismes filtreurs (*Elliptio complanata*, *Lampsilis radiata* et *Dreissena polymorpha*) alors que pour les producteurs benthiques, nous avons utilisé des gammarus (*Gammarus fasciatus*). Ces organismes ont été récoltés du 4 juillet au 12 août 2006 à 12 stations distribuées le long des rives nord et sud (Figure 2.2).

Pour estimer les valeurs isotopiques des poissons, nous avons séché un échantillon du muscle blanc à 70 °C pendant 72 heures et broyé de cernier en une fine poudre. Un sous-échantillon d'environ 0.02 mg de ce mélange a été déposé dans une capsule d'étain (5 x 3.5 mm) et analysé à l'aide d'un spectromètre de masse en courant continu, au laboratoire SINLAB de l'Université du Nouveau-Brunswick. Les ratios isotopiques obtenus sont exprimés notation delta (δ), définie comme étant la déviation en partie par millier, par rapport au matériel standard de référence (Peterson et Fry 1987; Xu et al. 2005).

Analyses quantitatives

Les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons ont été estimés à partir de la relation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et la longueur totale des poissons. Notre prédiction était qu'un changement des proies pélagiques vers les proies benthiques serait associé à une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ en fonction de la longueur des individus. Nous avons appliqué un modèle linéaire général (GLM) pour déterminer si l'effet des changements ontogéniques dans l'alimentation avait un impact sur la croissance à court terme des individus. Dans ces modèles, nous avons testé l'effet des valeurs isotopiques des poissons ($\delta^{13}\text{C}$), de leur longueur totale (TL) et l'interaction entre ces variables sur les rapports ARN/ADN. Deux modèles ont été testés et seront ci-après nommés **Modèle 1** et **Modèle 2** :

Modèle 1 : $\text{Log RNA/DNA ratio} = b_0 + b_1 \cdot \delta^{13}\text{C} + b_2 \cdot \text{Log TL} + b_3 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Log TL}$

Pour évaluer l'effet de la biomasse des producteurs primaires sur le rapport ARN/ADN, nous avons introduit les variables phytoplancton (Phy) et périphyton (Per) exprimées en biomasse de chlorophylle *a* :

Modèle 2 : $\text{Log RNA/DNA ratio} = b_0 + b_1 \cdot \delta^{13}\text{C} + b_2 \cdot \text{Log TL} + b_3 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Phy} + b_4 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Per}$

Ces modèles ont été appliqués à toutes les espèces échantillonnées. Si l'interaction dans le Modèle 1 étaient significative ($p \leq 0.05$), l'effet du $\delta^{13}\text{C}$ sur le rapport ARN/ADN était différente selon la longueur du poisson. Dans le Modèle 2, une interaction significative indiquait que l'effet de la biomasse de phytoplancton et de périphyton sur la croissance à court terme variait en fonction des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 2.2). Nous avons utilisé les graphiques de contour afin d'interpréter les termes d'interaction entre ces variables.

Résultats

La moyenne des valeurs de référence pour les producteurs pélagiques et benthiques ont été de $26.94 \pm 1.92 \text{ ‰}$ et $-22.97 \pm 2.40 \text{ ‰}$ respectivement dans la zone littorale du lac Saint-Pierre (Tableau 2.1). Pour estimer la contribution des producteurs pélagiques et benthiques dans le régime alimentaire des poissons, nous avons déterminé la différence entre ces deux sources à -24.8 ‰ en nous basant sur les moyennes et la distribution des valeurs isotopiques observées (Fig. 2.3).

Au total, 11 des 18 espèces de poissons ont montré un changement de régime alimentaire en fonction de la longueur totale (Tableau 2.2). Le gaspareau (*Alosa pseudoharengus*), la barbotte brune (*Ameiurus nebulosus*), le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*), le mené jaune (*Notemigonus crysoleucas*), le doré jaune (*Sander vitreum*), le fondule barré (*Fundulus diaphanus*), le museau noir (*Notropis heterolepis*) et le mené émeraude (*Notropis atheronoides*) ont affiché un changement de régime alimentaire ($\delta^{13}\text{C}$ d'origine pélagique à benthique) avec une augmentation de la taille (Fig. 2.4). Le meunier noir (*Catostomus commersoni*), la laquaiche argentée (*Hiodon tergisus*) et l'omisco (*Percopsis omiscomaycus*) ont quant à eux montré une relation négative entre le $\delta^{13}\text{C}$ et la longueur totale (T_L ; mm), ce qui indique que les individus ont passé d'une diète benthique à une diète pélagique en fonction de leur taille (Fig.

2.4). Parmi les espèces qui n'ayant pas affiché de changement dans leur régime alimentaire durant l'ontogénie, certains individus s'alimentaient d'un mélange d'organismes pélagiques et benthiques. (Tableau 2.2).

Trois espèces de poissons (gaspard, crapet-soleil et fondule barré) ont affiché un changement significatif dans leur croissance à court terme durant leur ontogénie (interaction significative entre $\delta^{13}\text{C}$ et TL ; Tableau 2.3). Chez ces trois espèces le rapport ARN/ADN a diminué durant le changement des proies pélagiques à benthiques (Figs. 2.5, 2.6 et 2.7).

La relation entre la biomasse de périphyton et de phytoplancton entre chacune des stations d'échantillonnage était négative (Fig. 2.8). La biomasse de phytoplancton et de périphyton n'a pas eu d'effet sur la croissance à court terme chez l'ensemble des espèces montrant un changement de régime alimentaire durant l'ontogénie (Tableau 2.4). La croissance à court terme n'a pas varié pas selon la biomasse des producteurs primaires.

La croissance à court terme a augmenté avec la longueur totale chez le meunier noir et la barbotte brune (Tableau 2.3). Par contre, l'omisco a affiché une diminution du rapport ARN/ADN avec la longueur totale (Tableau 2.3).

Discussion

Les résultats de cette étude permettent de constater que les changements ontogéniques des proies pélagiques à benthiques ont engendré une variation de la croissance à court terme chez certaines espèces de poissons. Par ailleurs, la biomasse des producteurs primaires (phytoplancton et périphyton) n'a pas influencé la croissance à court terme durant les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons.

Changement du régime alimentaire durant l'ontogénie

Nos résultats ont montré que 11 des 18 espèces ont affiché un changement dans leur régime alimentaire durant leur ontogénie. La plupart de ces espèces ont affiché un changement des sources pélagiques aux sources benthiques durant leur ontogénie. Par ailleurs, 7 des 18 espèces n'ont montré aucun changement dans leur

régime alimentaire en cours de développement. La plupart des poissons s'alimentent de zooplancton au début de leur cycle vital. Les changements ontogéniques dans leur morphologie leur permettent de s'alimenter de proies plus grosses comme les organismes benthiques. La majorité des espèces de poissons étudiées se sont alimentées de proies pélagiques et ont changé leur alimentation pour des proies benthiques avec une augmentation de leur taille. Pour les espèces qui n'ont pas montré de changement de régime alimentaire, il est possible que les individus aient été trop grands au moment de leur capture pour que nous observions ces changements alimentaires. À titre d'exemple, le grand brochet (*Esox lucius*) n'a pas montré de changement de régime alimentaire. Pourtant, cette espèce est reconnue pour faire un tel changement alimentaire durant la première année de son cycle vital (Mittelbach and Persson 1998). De plus, certaines espèces de poissons comme le meunier noir peuvent s'alimenter d'organismes benthiques comme les moules mais qui possède une mode d'alimentation par filtration. Par conséquent, ces organismes intégreront des signatures isotopiques pélagiques.

Effet des changements ontogénétiques sur la croissance à court terme

Nos résultats indiquent que la croissance à court terme a diminué durant le changement de régime alimentaire chez trois espèces (gaspereau, fondule barré et crapet-soleil). Le gaspareau a montré une diminution du rapport ARN/ADN durant un changement des proies benthiques à pélagiques. Le fondule barré et le crapet-soleil avaient un rapport ARN/ADN plus faible durant le changement entre les proies pélagiques et benthiques. Graeb et al. (2005) ont suggéré que le changement pour des proies de plus grande taille permet de maximiser les gains et de diminuer les coûts en énergie associés à la quête de nourriture chez les poissons. Sherwood et al. (2002) ont montré qu'une activité élevée de l'enzyme lactate déshydrogénase (LDH) dans les muscles des poissons est associée à une activité de nage lorsqu'ils s'alimentent continuellement de petites proies plutôt que de grosses proies. Comme la croissance à court terme diminue durant le changement entre les sources pélagiques et benthiques chez le gaspareau, le fondule barré et le crapet-soleil, l'énergie fournie par les proies pélagiques n'est pas suffisante pour maintenir une croissance rapide durant cette transition. Les coûts énergétiques associés à la quête de proies benthiques durant ce changement a engendré une diminution de la croissance chez ces trois espèces.

Deux hypothèses peuvent expliquer le fait que certaines espèces n'ont pas montré de variation dans la croissance à court terme durant les changements ontogéniques du régime alimentaire. Premièrement, la différence entre les coûts et dépenses énergétiques ne serait pas suffisante entre les sources de nourriture chez les espèces de petite taille. Par exemple, chez le mené jaune, le museau noir et le mené émeraude, les individus restent relativement petits durant leur cycle vital, donc les variations dans l'énergie entre les sources pélagiques et benthiques sont peut-être trop faibles pour affecter leur croissance. Deuxièmement, le passage des organismes pélagiques aux organismes benthiques s'est fait de façon graduelle de manière à ne pas observer précisément de variation significative dans la croissance à court terme des poissons comme chez c'est le cas pour le mené jaune.

Effet de la biomasse des producteurs primaires sur la croissance à court terme

La biomasse de phytoplancton et de périphyton n'a pas eu d'effets sur la croissance à court terme des espèces étudiées. Généralement, la production en poissons augmente avec une augmentation de la productivité primaire (Downing et al. 1990). Dans notre étude, la différence entre la période d'échantillonnage des poissons (2006) et de la biomasse des producteurs primaires (2008) pourrait expliquer ces résultats. Hudon et al. (1996), tout comme Vis et al. (2007), ont montré qu'il existe une variation significative intra- et inter- annuelle dans la biomasse de périphyton et de phytoplancton du lac Saint-Pierre. Ainsi, un poisson échantillonné à une station donnée en 2006 n'a pas nécessairement eu accès à la même biomasse de phytoplancton et de périphyton que celle mesurée en 2008. Par ailleurs, nous n'avons pas pris en compte de la qualité alimentaire des producteurs primaires comme facteur pouvant influencer la croissance des poissons. Engström-Öst et al. (2005) ont montré que la quantité des acides gras polyinsaturés dans le phytoplancton était positivement corrélée au poids des larves du grand brochet (*Esox lucius*).

Conclusions

Malgré que les résultats de cette étude suggèrent que la croissance à court terme de la majorité des espèces de poissons n'a pas varié selon les changements ontogéniques dans leur régime alimentaire, le gaspareau, le crapet-soleil et le fondule barré ont eu une diminution de leur croissance à court terme durant le changement entre les proies pélagiques et benthiques. Afin de mieux comprendre les effets des

changements ontogéniques dans le régime alimentaire sur la croissance des poissons, il serait intéressant de valider certaines observations obtenues par l'analyse des contenus stomacaux des poissons de même que l'analyse des enzymes de l'activité de nage (LDH). Enfin, pour observer les effets de la biomasse des producteurs primaires sur la croissance à court terme des poissons durant l'ontogénie, il serait important d'intégrer certaines variables pouvant prédire la variabilité spatiale et temporelle de la biomasse de phytoplancton et de périphyton.

CHAPITRE II

EFFECTS OF ONTOGENETIC DIET SHIFTS AND PRIMARY PRODUCERS BIOMASS ON SHORT-TERM GROWTH OF FISH

MAXIME LÉVEILLÉ, MARCO A. RODRÍGUEZ, PIERRE MAGNAN, GILBERT
CABANA AND HÉLÈNE GLÉMET [†]

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières

3351, boul. des Forges, Trois-Rivières, Québec, G9A 5H7, Canada

[†] Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: 1 819 3765011 x3363;

fax: 1 819 3765084; email: marco.rodriguez@uqtr.ca

Abstract

Ontogenetic diet shifts allow fish to increase their energy intake and thus optimize their growth. Many factors such as habitat use, size-related morphological constraints (e.g., gape size), foraging behaviours and food quantity account for these ontogenetic diet shifts. Because primary production can be separated into pelagic and benthic production (Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002), it is important to consider both food sources when studying ontogenetic diet shifts in fish. The objectives of the present study were to evaluate the effect of ontogenetic diet shifts and primary producer biomass (phytoplankton and periphyton) on short-term growth (RNA/DNA ratio) of 18 fish species found in Lake St. Pierre (Québec, Canada). The use of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) enabled us to determine the contribution of the ultimate sources of food (benthic or pelagic producers) in the diet of fish during their ontogeny. The results suggest that 11 species switched food sources during their ontogeny. Moreover, short-term growth decreased in three species of fish during the transition between pelagic and benthic food sources. In these species, the diet shift implies a shift in energy gains and foraging costs. Finally, the phytoplankton and periphyton biomass did not have detectable effects on short-term growth of fish.

Résumé

Les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons permettent d'augmenter le gain en énergie afin d'optimiser le taux de croissance. Plusieurs facteurs peuvent affecter les changements ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons : l'habitat, les contraintes liées à la taille, le comportement de quête alimentaire et la quantité de nourriture disponible. Comme la production primaire peut être séparée en production pélagique et production benthique, il est

important de considérer ces deux sources lorsque l'on étudie l'ontogénie du régime alimentaire des poissons. Dans cette étude, nous avons examiné l'effet des changements ontogéniques du régime alimentaire et de la biomasse de phytoplancton et de périphyton sur la croissance à court terme (rapport ARN /ADN) des poissons provenant du lac Saint-Pierre (Québec, Canada). L'utilisation des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$) nous a permis de déterminer la contribution des sources de nourriture (benthique ou pélagique) dans le régime alimentaire des poissons. Les résultats suggèrent que 11 espèces récoltées ont changé de sources de nourriture durant leur ontogénie. Le taux de croissance à court terme des individus a diminué chez trois espèces lors de la transition alimentaire entre les sources de nourriture pélagiques et benthiques. Chez ces espèces, les changements de type de proies impliquent une variation dans l'apport et la dépense énergétique pour la quête de la nourriture. Il y a eu deux espèces de poissons où le rapport ARN/ADN a varié avec la longueur totale. La croissance à court terme n'a pas variée selon nos variables exploratoires chez six espèces. Nos résultats indiquent également que la croissance à court terme des poissons n'a pas été influencée par la biomasse de phytoplancton ni par celle du périphyton.

Key words: ontogenetic diet shifts, feeding habits, short-term growth, stable isotopes, primary producers.

Introduction

Ontogenetic diet shifts allow fish to increase their energy intake and thus optimize their growth (Lukoschek and McCormick 2001). Optimal foraging theory suggests that the shift to larger prey as fish growth maximize energy gains and minimize energy costs (Graeb et al. 2005). Sherwood et al. (2002) showed that during this diet shift, costs associated with swimming activity decrease as fish feed on larger prey, because they capture fewer large than small prey (see also Werner and Gilliam 1984). Most fish eat zooplankton at the beginning of their life cycle and make a transition to benthic aquatic invertebrates, and in some cases to fish, as they growth (Wootton 1998). For example, yellow perch (*Perca flavescens*) larvae start feeding on zooplankton, shift to macroinvertebrates at intermediate sizes and to piscivory at larger sizes (Quevedo and Olsson 2006). Many factors such as habitat use, size-related morphological constraints (e.g., gape size), foraging behaviours and food quantity account for these ontogenetic diet shifts (Lukoschek and McCormick 2001). For example, Downing et al. (1990) showed a positive correlation between primary production and fish production in lakes covering a wide range of geographic areas and trophic status. Because primary production can be separated into pelagic and benthic production (Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002), it is important to consider these components when studying ontogenetic diet shift in fish.

Carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) signatures can reveal the relative importance of benthic or pelagic carbon origin in fish diet (Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002). This isotopic signature integrates over space and time the food sources assimilated by the organisms (Boostma et al. 1996; Melville and Connolly 2003; Quevedo and Olsson 2006). Stable carbon isotope values ($\delta^{13}\text{C}$) tend to be conserved between prey and

predator (Vander Zanden et al. 2006), and $\delta^{13}\text{C}$ of pelagic food web is isotopically depleted relative to benthic food web (France 1995). This isotopic discrimination between pelagic and benthic food sources allows for determination of ultimate sources of carbon in fish diets.

Methods for evaluating short-term growth in fish during diet shifts can contribute to the understanding of diet shifts. RNA/DNA ratio is a sensitive biochemical measure of short-term growth and condition in larval fish (McNamara et al. 1999, Tardif et al. 2005). The use of this ratio as a growth index is based on the principle that DNA in cells content remains constant while the amount of RNA varies according to protein synthesis and thus reflects recent growth (Buckley and Lough 1987; Weber et al. 2003; Glémet and Rodríguez 2007). Changes in RNA/DNA ratio reflect recent changes in growth (Buckley 1984; Bulow 1987), presumably in response to variation of environmental conditions (Glémet and Rodríguez 2007) or food assimilated (Buckley et al. 1999). The relationship between the RNA/DNA ratio and growth rate is specific to species and is size-dependent (Clemmesen 1994; Vrede et al. 2002). About two to four days are required to observe a significant change in the RNA/DNA ratio following a change in diet in fish larvae (Clemmesen 1994; Buckley et al. 1999). In this context, the use of RNA/DNA ratios provides an accurate evaluation of short-term growth changes in response to fish diet.

The objectives of the present study were to evaluate the effect of ontogenetic diet shifts and primary producer biomass (phytoplankton and periphyton) on short-term growth (RNA/DNA ratio) of 18 fish species found in Lake St. Pierre (Québec,

Canada). This fluvial lake exhibits heterogeneous environmental conditions and supports approximately 50 resident fish species (La Violette et al. 2003), and thus provides an interesting model for studying the relationship between ontogenetic diet shifts of fish and habitat production. We used stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) to assess the diet of fish because they are integrators of pelagic and benthic sources in lacustrine food webs (Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002).

Materials and methods

Study area and field sampling

Lake St. Pierre (Québec, Canada; 46°12'N; 72°49'W), the largest fluvial lake (387 to 501 km²) of the St. Lawrence River system (Fig. 2.1), comprises three main water masses with distinct physical and chemical properties (Frenette et al. 2003). The water masses from the north and south shore are separated by a central navigation channel (mean depth = 13 m) and occupy a large shallow area of the lake (mean depth = 3.1 m) (Hudon 1997). The differences between water masses generate diversified fish habitats and productivity gradients (Tardif et al. 2005).

Fish were collected in the littoral zone of Lake St. Pierre (< 2.5 m depth) by electrofishing (Smith-Root Cataraft boat), from 21 June to 24 August 2006. Sampling was done at 80 stations along the north and south shores (Fig. 2.1). Each station consisted of a 20-min. fishing trajectory (approx. 650 m in length at 2 km·h⁻¹). Fish were identified, measured (total length, TL; mm) and released at the same station. A sub-sample of fish from each station was kept on dry ice for further RNA/DNA ratio analyses.

Biomass of primary producers

Phytoplankton and periphyton were collected from 16 July to 12 August 2008. To estimate the periphyton biomass, we set a nylon yellow rope (6.35 mm diameter) at 80 stations along north and south shore of Lake St. Pierre, near the fishing transects sampled in 2006 (Fig. 2.1). The ropes were attached to a buoy and anchored by a concrete block. After three weeks, a 50-cm segment of rope was collected and fixed in 350 ml of acetone (90%) to extract the chlorophyll *a*. A 1 L water sample was also collected at each station to estimate the phytoplankton biomass. In the laboratory, periphyton biomass (Chl *a*) was estimated directly from the acetone solution with a Turner 10-AU fluorometer (Parson 1984). To estimate phytoplankton biomass (Chl *a*), water samples were filtered through Millipore APFF 0.7 μm membranes and extract chl *a* from a filtration with acetone (90%) (Parson 1984). Chlorophyll *a* in phytoplankton and periphyton were quantified following the fluorometric method proposed by Holm-Hansen et al. (1965).

RNA /DNA ratio analyses

Short-term growth (RNA/DNA ratio) was determined for a total of 900 fish representing 18 species (30-350 mm TL). White muscle tissue was dissected from the area posterior to the dorsal fin above the lateral line on fish. Muscle tissues were homogenized in distilled water (1 g tissue • 5 ml water⁻¹) (Glémet and Rodriguez 2007) and nucleic acids were extracted following Kyle et al. (2003). RNA and DNA concentrations were quantified by a microfluorometric method as proposed by Kyle et al. (2003).

Stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$)

To determine the isotopic signatures of pelagic and benthic food sources, we estimated the isotopic baselines from primary consumers (Post 2002; Quevedo and Olsson 2006). The $\delta^{13}\text{C}$ values for pelagic (*Elliptio complanata*, *Lampsilis radiata* and *Dreissena polymorpha*) and benthic (*Gammarus fasciatus*) producers were used as end members in our analyses (Vander Zanden and Vandebooncoeur 2002). were collected from 4 July 2006 to 28 August 2006 at 10 stations distributed along the north and south shores of the lake to estimate their spatial variation ($\delta^{13}\text{C}$) (Fig. 2.1).

The $\delta^{13}\text{C}$ signatures of fish was measured from sample of white muscle previously dissected, dried at 70 °C during 48 hr and reduced to a fine powder. Then, a sub-sample (approximately 0.02 mg) was placed in a tin capsule (5 x 3.5 mm) and analyzed by a continuous flow mass spectrometer (Finnigan Delta Plus) at the Stable Isotopes In Nature Laboratory (SINLAB; Canadian Rivers Institute, Biology Department, University of New Brunswick, Canada). The isotopic signatures are expressed in delta (δ) units, defined as the deviation in ‰ to the standard reference material in $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ proportion (Peterson et Fry 1987; Xu et al. 2005).

Statistical analyses

Ontogenetic shifts in diet were assessed by means of the relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and TL. Our prediction was that a shift from pelagic to benthic organisms would be associated to increase in $\delta^{13}\text{C}$ with fish length. To determine the effect of these shifts on short-term growth, we used general linear models (GLM) by testing the effects of $\delta^{13}\text{C}$ values, TL and their interaction on the RNA/DNA ratio. Two models were tested, hereafter referred to as **Model 1** and **Model 2**:

Model 1: $\text{Log RNA/DNA ratio} = b_0 + b_1 \cdot \delta^{13}\text{C} + b_2 \cdot \text{Log TL} + b_3 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Log TL}$

We use TL in the model because RNA/DNA ratio increases with size for physiological reasons (Glémet and Rodriguez 2007). To evaluate the effects of primary producer biomass on short-term growth, we introduced phytoplankton (Phy) and periphyton (Per) biomass, expressed in mg/m^3 and mg/m^2 of chlorophyll *a* respectively:

$$\text{Model 2: } \text{Log RNA/DNA ratio} = b_0 + b_1 \cdot \delta^{13}\text{C} + b_2 \cdot \text{Log total length} + b_3 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Phy} + b_4 \cdot \delta^{13}\text{C} \cdot \text{Per}$$

These models were used for all species collected. If the interaction in Model 1 was significant ($p \leq 0.05$), the effect of $\delta^{13}\text{C}$ on RNA/DNA ratio was considered to depend on fish length. In Model 2, a significant interaction indicated that the effect of phytoplankton or periphyton biomass on short-term growth varied with $\delta^{13}\text{C}$ values (Fig. 2.2). We used contour plots to interpret the interactions among these variables.

Results

Mean $\delta^{13}\text{C}$ end members for pelagic and benthic producers were respectively $-26.94 \pm 1.92 \text{ ‰}$ and $-22.97 \pm 2.40 \text{ ‰}$ in the littoral zone (Table 2.1). To estimate the contribution of pelagic and benthic producers in fish diet of the littoral zone, we set a boundary separating these two sources at a value of -24.8 ‰ , based on the mean and distribution of each group (Fig. 2.3).

A total of 11 out of 18 species exhibited a change in diet with total length (Table 2.2). Alewife (*Alosa pseudoharengus*), brown bullhead (*Ameiurus nebulosus*),

pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*), walleye (*Sander vitreum*), banded killifish (*Fundulus diaphanus*), blacknose shiner (*Notropis heterolepis*) and emerald shiner (*Notropis atheronoides*) shifted from pelagic to benthic producers with increasing body size (Fig. 2.4). White sucker (*Catostomus commersoni*), mooneye (*Hiodon tergisus*) and trout-perch (*Percopsis omiscomaycus*) exhibited a negative relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and total length, indicating that individuals shifted from a benthic to a pelagic diet with increasing body size (Fig. 2.4). Among species that did not change diet (7/18 species), most ate a mixture of pelagic and benthic organisms during the study period (Table 2.2).

Only three fish species (alewife, pumpkinseed and banded killifish) exhibited a significant change in short-term growth during their shift in diet (significant interaction between $\delta^{13}\text{C}$ and TL; Table 2.3). Alewife exhibited a decrease in RNA/DNA ratio during their shift from pelagic to benthic prey (Fig. 2.5) while pumpkinseed and banded killifish exhibited a similar decrease in RNA/DNA ratio but during their shift from pelagic to benthic prey (Figs 2.6 and 2.7).

The relationship between phytoplankton and periphyton biomass was negative at our sampling stations (Fig. 2.8). Phytoplankton and periphyton biomass did not affect the short-term growth of fish species exhibiting an ontogenetic diet shift (Table 2.4). Interactions between phytoplankton and periphyton biomass with $\delta^{13}\text{C}$ in Model 2 did not affect RNA/DNA ratio in these fish (Table 2.4). The short-term growth of fish eating pelagic or benthic prey was not affected by variation in phytoplankton biomass or periphyton biomass.

The short-term growth (RNA/DNA ratio) increased with total length in white sucker and brown bullhead (Table 2.3). In contrast, the short-term growth of trout-perch decreased with an increase in total length (Table 2.3).

Discussion

This study showed that ontogenetic diet shifts caused a decrease in short-term growth of some species during their shift from pelagic to benthic prey. In contrast, phytoplankton and periphyton biomass as well as fish length did not affect the short-term growth of fish during their ontogenetic diet shifts.

Shift in diet through ontogeny

Our results showed that 11 out of the 18 species studied exhibited a shift in diet during their ontogeny. Most species shifted from pelagic to benthic food sources during their ontogeny. In contrast, 7 out of the 18 species did not show any change in their diet. Most fish eat zooplankton at the beginning of their life cycle. Ontogenetic changes in morphology allow them to eat larger prey such as benthic organisms. For example, larger gape width may allow fish to actively choose larger prey because they can consume larger prey more efficiently, thus maximizing energy intake (Graeb et al. 2005). The majority of species studied fed on pelagic food sources at the beginning of their life cycle and then shifted to benthic prey. Species exhibiting no diet shifts may have been too large at the time of capture to allow for the observation of this shift. For example, northern pike (*Esox lucius*) showed no diet shift in our study, even though this species shifts from pelagic to benthic prey and then to piscivory during the first year of their life cycle (Mittelbach and Persson 1998). Moreover, some fish species like white sucker can eat benthic prey having a

filter feeding mode (like mussels). Therefore, these fish will integrate a pelagic isotopic signature.

Effect of diet shifts on short-term growth

Our results indicated that the short-term growth of three species (alewife, banded killifish and pumpkinseed) decreased during their shift from pelagic to benthic prey. Alewife exhibited a decrease in RNA/DNA ratio during their shift to pelagic prey while banded killifish and pumpkinseed showed the decrease in RNA/DNA ratio during their shift to benthic prey. Graeb et al. (2005) suggested that the switch to larger prey allows consumers to maximize benefits and minimize costs (e.g., foraging prey) associated with feeding. Sherwood et al. (2002) showed that high LDH activity in fish muscle was associated to burst swimming to feed smaller prey.. The short-term growth decrease during the shift from pelagic to benthic prey in alewife, banded killifish and pumpkinseed suggests that the energy supplied by pelagic prey was not sufficient to maintain rapid growth during this transition period. The ability to gain energy can be separated into two size-dependent components: the search efficiency (attack rate) and the capacity to process food (handling) (Persson et al. 2000). The energy costs associated with foraging on benthic prey during this shift involved a short-term decrease in growth in these three species.

Two hypotheses may explain the fact that some species did not show variation in short-term growth during their diet shifts. First, the difference in energy gains and costs could not be high enough between food sources of small species. For example, golden shiner, emerald shiner and black nose shiner remain relatively small during their life cycle and variations in energy between the two food sources might

be too low to generate any variation in their growth. Second, the shift from pelagic to benthic organisms may have been too gradual to allow for detection of significant variation in short-term growth of fish such as golden shiner.

Effect of primary producers biomass on short-term growth

The phytoplankton and periphyton biomass did not affect the short-term growth of species studied. However, fish production generally increases with increase in primary production (Downing et al. 1990). In our study, the difference between the sampling period of fish (2006) and primary producers (phytoplankton and periphyton) biomass (2008) in Lake St. Pierre could explain this result. Hudon et al. (1996) and Vis et al. (2007) showed that there is significant intra- and inter-annual variation in phytoplankton and periphyton biomass in Lake St. Pierre. Therefore, fish collected in 2006 may not have had access to the same phytoplankton or periphyton biomass sampled in 2008. In this study, we did not take into account the quality of primary producers, a factor that affects fish growth. For example, Engström-Öst et al. (2005) showed that polyunsaturated fatty acids in phytoplankton were positively correlated with the weight of pike larvae.

Conclusions

Although the results of this study suggest that short-term growth of the majority of fish species was not related to ontogenetic changes in their diet, alewife, bluegill and banded killifish exhibited a decrease of short-term growth during diet shift between pelagic and benthic prey. To better understand the effects of ontogenetic diet shifts on fish growth of fish, it would be useful to validate some observations by stomach contents analysis of fish and enzyme activity (LDH)

analysis. Finally, effects of the biomass of primary producers on the short-term growth of fish during their ontogeny may be detected more precisely by including environmental predictors of spatial and temporal variability in the biomass of phytoplankton and periphyton.

Acknowledgements

We thank A. Paris, J.-F. Déry, O. Sidibe and G. Trottier for their field and laboratory assistance. This research was supported by grants from the Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada

References

- Boostma, H.A., Hecky, R.E., Hesslein, R.H., and Turner, G.F. 1996. Food partitioning among Lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotope analyses. *Ecology* **77**: 1286-1290.
- Buckley, L.J. 1984. RNA–DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. *Marine Biology* **80**: 291–298.
- Buckley, L.J., and Bulow, F.J. 1987. Techniques for the estimation of RNA, DNA, and protein in fish. In *The age and growth of fish*. Edited by R.C. Summerfelt and E. Gordon. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp. 345–352.
- Buckley, L.J., Caldarone, E., and Onge, T-L. 1999. RNA–DNA ratio and other nucleic acid-based indicators for growth and condition of marine fishes. *Hydrobiologia* **401**: 265-277.
- Buckley, L.J., and Lough, R.G. 1987. Recent growth, biochemical composition, and prey field of larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*) on Georges Bank. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 14–25.
- Bulow, F.J. 1987. RNA DNA ratios as indicators of growth in fish: a review. In: Summerfelt RC, *The age and growth of fish*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, pp 45-64.
- Clemmesen, C. 1994. The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. *Marine Biology* **118**: 377-382.
- Downing, J.A., Plante, C. and Lalonde, S. 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 1929-1936.

- Engström-Öst, J., Lehtiniemi, M., Jónasdóttir, S. H. and Viitasalo, M. 2005. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity Ecology of Freshwater Fish **14**: 385–393.
- France, R. L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. Marine Ecology Progress Series **124**: 307-312.
- Frennette, J.-J., Arts, M.T., and Morin, J. 2003. Spectral gradients of downwelling light in a fluvial lake (Lake Saint-Pierre, St-Lawrence River). Aquatic Ecology **37**: 77-85.
- Glémet, H., and Rodríguez, M.A. 2007. Short-term growth (RNA/DNA ratio) of yellow perch (*Perca flavescens*) in relation to environmental influences and spatio-temporal variation in a shallow fluvial lake. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **64**: 1646–1655.
- Graeb, B.D.S., Dettmers, J.M., Wahl, D.H., and Caceres, C.E. 2005. Fish size and prey availability affect growth, survival, prey selection, and foraging behaviour of larval yellow perch. Transactions of the American Fisheries Society **133**: 504–514.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C. J., Holmes, R. W. and Strickland, J. D. H. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer **30**: 3-15.
- Hudon, C. 1997. Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**: 2853-2865.
- Hudon, C., Paquet, S. and Jarry, V. 1996. Downstream variations of phytoplankton in the St. Lawrence River (Quebec, Canada) Hydrobiologia **337**: 11-26.

- Kyle, M., Watts, T., Schade, J., and Elser, J.J. 2003. A microfluoremetric method for quantifying RNA and DNA in terrestrial insects. *Journal of Insect Science* **3**: 1-7
- La Violette, N., Fournier, D., Dumont, P., et Mailliot, Y. 2003. Caractérisation des communautés de poissons et développement d'un indice d'intégrité biotique pour le fleuve Saint-Laurent, 1995-1997. Société de la faune et des parcs du Québec. Direction de la recherche sur la faune, Québec.
- Lukoschek, V., and McCormick, M.I. 2001. Ontogeny of diet changes in a tropical benthic carnivorous fish, *Parupeneus barberinus* (Mullidae): relationship between foraging behaviour, habitat use, jaw size and prey selection. *Marine Biology* **138**: 1099-1113.
- McNamara, P.T., Caldarone, E.M., and Buckley, L.J. 1999. RNA/DNA ratio and expression of 18S ribosomal RNA, actin and myosin heavy chain messenger RNAs in starved and fed larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Marine Biology* **135**: 123-132.
- Melville, A.J., and Connolly, R.M. 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* **136**: 499-507.
- Mittlebach, G.G., and Persson, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1454-1465.
- Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford, p. 101-111.
- Peterson, B.J., and Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 293-320.

- Persson, L., Byström, P., Wahlström, E., Nijlunsing, A. and Rosema, S. 2000. Resource limitation during early ontogeny: constraints induced growth capacity in larval and juvenile fish. *Oecologia* 122: 459-469.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Quevedo, M., and Olsson, J. 2006. The effect of small-scale resource origin on trophic position estimates in *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology* 69: 141–150.
- Sherwood, G.D., Pazzia, I., Moeser, A., Hontela, A., and Rasmussen, J. B. 2002. Shifting gears: enzymatic evidence for the energetic advantage of switching diet in wild-living fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 229-241.
- Tardif, D., Glémet, H., Brodeur, P., and Mingelbier, M. 2005. RNA/DNA ratio and total length of yellow perch (*Perca flavescens*) in managed and natural wetlands of a large fluvial lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 2211-2218.
- Vander Zanden, M. J., and Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.
- Vander Zanden, M. J., Chandra, S., Park, S.-K., Vadeboncoeur, Y. and Goldman, C. R. 2006. Efficiencies of benthic and pelagic trophic pathways in a subalpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2608-2620.
- Vis, C., Hudon, C., Carignan, R. and Gagnon, P. 2007. Spatial analysis of production by macrophytes, phytoplankton and epiphyton in a large river system under different water-level conditions. *Ecosystems* 10: 293–310.

- Vrede, T., Persson, J., and Aronsen, G. 2002. The influence of food quality (P: C rapport) on RNA: DNA ratio and somatic growth rate of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **47**: 487-494.
- Weber, L.P., Higgins, P.S., Carlson, R.I., and Janz, D.M. 2003. Development and validation of methods for measuring multiple biochemical indices of condition in juvenile fishes. *Journal of Fish Biology* **63**: 637–658.
- Werner, E. E. and Gilliam, J. F. 1984. Ontogenetic niche and species interaction in size-structured population. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 393-425.
- Wootton, R.J. 1998. Ecology of teleost fishes, second edition. Fish and Fisheries Series 24. Kluwer Academic Publishers. 386 pp.
- Xu, J., Xie, P., Zhang, M., and Yang, H. 2005. Variation in stable isotope signatures of seston and a zooplanktivorous fish in a eutrophic Chinese lake. *Hydrobiologia* **541**: 215-220.

Table 2.1. $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures of benthic and pelagic baselines (pelagic organisms: *Elliptio complanata*, *Lampsilis radiata* and *Dreissena polymorpha*; benthic organisms: *Gammarus fasciatus*) in the littoral zone of Lake St. Pierre.

Primary producers	N	Mean ($\delta^{13}\text{C}$) (‰)	SD ($\delta^{13}\text{C}$) (‰)
Littoral zone			
Pelagic	57	-26.94	1.92
Benthic	49	-22.97	2.40

Table 2.2. Results of the general linear model between $\delta^{13}\text{C}$ and total fish length (mm) (values in bold indicate significant relationships; $p < 0.05$).

Species	N	R ²	Coefficient $\delta^{13}\text{C}$	<i>p</i>
<i>Alosa pseudoharengus</i>	51	0.60	4.60	0.00
<i>Ameiurus nebulosus</i>	60	0.27	2.56	0.04
<i>Catostomus commersoni</i>	30	0.37	-3.33	0.04
<i>Esox lucius</i>	30	0.31	3.90	0.09
<i>Fundulus diaphanus</i>	61	0.27	4.83	0.03
<i>Hiodon tergisus</i>	47	0.34	-1.73	0.02
<i>Hybognathus regius</i>	57	0.20	2.26	0.13
<i>Ictularus punctatus</i>	10	0.35	-1.20	0.32
<i>Lepomis gibbosus</i>	60	0.38	3.15	0.00
<i>Micropterus dolomieu</i>	14	0.06	0.48	0.85
<i>Notemigonus crysoleucas</i>	59	0.55	4.75	0.00
<i>Notropis atherinoides</i>	61	0.39	4.67	0.00
<i>Notropis heterolepis</i>	60	0.54	10.85	0.00
<i>Notropis hudsonius</i>	60	0.15	1.60	0.25
<i>Notropis volucellus</i>	54	0.01	-0.09	0.97
<i>Perca flavescens</i>	60	0.10	-0.61	0.43
<i>Percopsis omiscomaycus</i>	27	0.44	-5.36	0.02
<i>Sander vitreum</i>	59	0.40	1.99	0.00

Table 2.3. Results of the general linear model used to evaluate the effects of $\delta^{13}\text{C}$, total length and their interaction on short-term growth (RNA/DNA). Values in bold indicate a significant interaction between $\delta^{13}\text{C}$ and total fish length (see text).

Species	Constant		Log total length (mm)		$\delta^{13}\text{C}$		Interaction (TL • $\delta^{13}\text{C}$)	
	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>
<i>Alosa pseudoharengus</i>	-0.307	0.00	0.170	0.02	-0.101	0.17	0.128	0.04
<i>Ameiurus nebulosus</i>	-0.362	0.00	0.203	0.00	-0.119	0.08	-0.039	0.55
<i>Catostomus commersoni</i>	-0.806	0.00	0.234	0.02	0.095	0.31	0.022	0.82
<i>Fundulus diaphanus</i>	-0.736	0.00	0.109	0.07	0.059	0.28	0.146	0.03
<i>Hiodon tergisus</i>	0.068	0.37	0.073	0.39	-0.134	0.09	0.018	0.81
<i>Lepomis gibbosus</i>	-0.037	0.50	0.081	0.15	0.064	0.25	0.136	0.01
<i>Notemigonus crysoleucas</i>	-0.638	0.00	0.084	0.36	0.067	0.46	-0.055	0.51
<i>Notropis atherinoides</i>	-0.217	0.00	0.033	0.56	0.056	0.37	0.085	0.25
<i>Notropis heterolepis</i>	-0.617	0.00	0.061	0.42	0.133	0.08	-0.022	0.75
<i>Percopsis omiscomaycus</i>	0.756	0.00	-0.109	0.05	-0.021	0.70	0.056	0.46
<i>Sander vitreum</i>	0.255	0.00	0.048	0.41	-0.004	0.96	-0.094	0.11

Table 2.4. Results of the general linear model used to evaluate the effects of phytoplankton and periphyton biomass on short-term growth (RNA/DNA).

Species	Constant		Log total length (mm)		$\delta^{13}\text{C}$		Interaction (Phy • $\delta^{13}\text{C}$)		Interaction (Per • $\delta^{13}\text{C}$)	
	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>
<i>Alosa pseudoharengus</i>	-0.350	0.002	0.109	0.397	-0.154	0.445	-0.032	0.850	-0.045	0.858
<i>Ameiurus nebulosus</i>	-0.356	0.001	0.141	0.164	-0.141	0.204	-0.119	0.422	-0.022	0.885
<i>Catostomus commersoni</i>	-0.847	0.000	0.302	0.013	0.080	0.647	0.173	0.566	0.191	0.487
<i>Fundulus diaphanus</i>	-0.730	0.000	0.060	0.337	0.128	0.038	-0.287	0.088	-0.238	0.058
<i>Hiodon tergisus</i>	-0.054	0.674	-0.039	0.756	-0.382	0.093	-0.131	0.367	-0.245	0.234
<i>Lepomis gibbosus</i>	-0.002	0.972	0.036	0.612	0.110	0.177	0.104	0.503	0.129	0.201
<i>Notemigonus crysoleucas</i>	-0.660	0.000	-0.042	0.717	0.237	0.085	-0.112	0.463	0.027	0.831
<i>Notropis atherinoides</i>	-0.185	0.048	0.055	0.587	0.439	0.048	0.179	0.258	0.623	0.054
<i>Notropis heterolepis</i>	-0.615	0.000	0.059	0.425	0.133	0.091	0.115	0.428	0.098	0.353
<i>Percopsis omiscomaycus</i>	0.834	0.000	0.232	0.232	0.160	0.522	0.134	0.298	-0.100	0.055
<i>Sander vitreum</i>	0.281	0.000	-0.035	0.683	0.007	0.934	0.000	0.997	0.079	0.294

Figure captions

- Figure 2.1. Location of fish (2006; ●), primary producer (2008; x) and primary consumers (2006; ○) sampling stations in Lake St. Pierre (Quebec, Canada).
- Figure 2.2. Schematic representation of model 1 and model 2 components describing the effects of phytoplankton and periphyton biomass, and transition in food source on short-term growth of fish
- Figure 2.3. Variation of $\delta^{13}\text{C}$ isotopic signatures for pelagic and benthic baseline organisms in littoral zone of Lake St. Pierre. Grey and black boxes represent pelagic and benthic producers respectively. The dashed line separates the isotopic signatures of pelagic and benthic producers (see text). The x axis represents the longitudinal position $\delta^{13}\text{C}$ values from upstream to downstream of Lake St. Pierre, based on a projection of geographical coordinates of each station on a perpendicular line crossing the lake along its entire width.
- Figure 2.4. Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) to estimate the diet shifts of study species during their ontogeny (see text). The solid line represents a lowess smoother. The dashed line separates pelagic and benthic producers, based on their in isotopic signatures (see Fig. 3).

- Figure 2.5. Contour plot representing the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in alewife (*Alopsa pseudoharengus*). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio.
- Figure 2.6. Contour plot representing the effect of the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in banded killifish (*Fundulus diaphanus*). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio.
- Figure 2.7. Contour plot representing the effect of the interaction of $\delta^{13}\text{C}$ and log of total length (mm) on short-term growth (RNA/DNA) in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). The size of circles reflects the RNA/DNA ratio.
- Figure 2.8. Relationship between phytoplankton and periphyton biomass (Chl *a*) from the sampling stations in Lake St. Pierre.

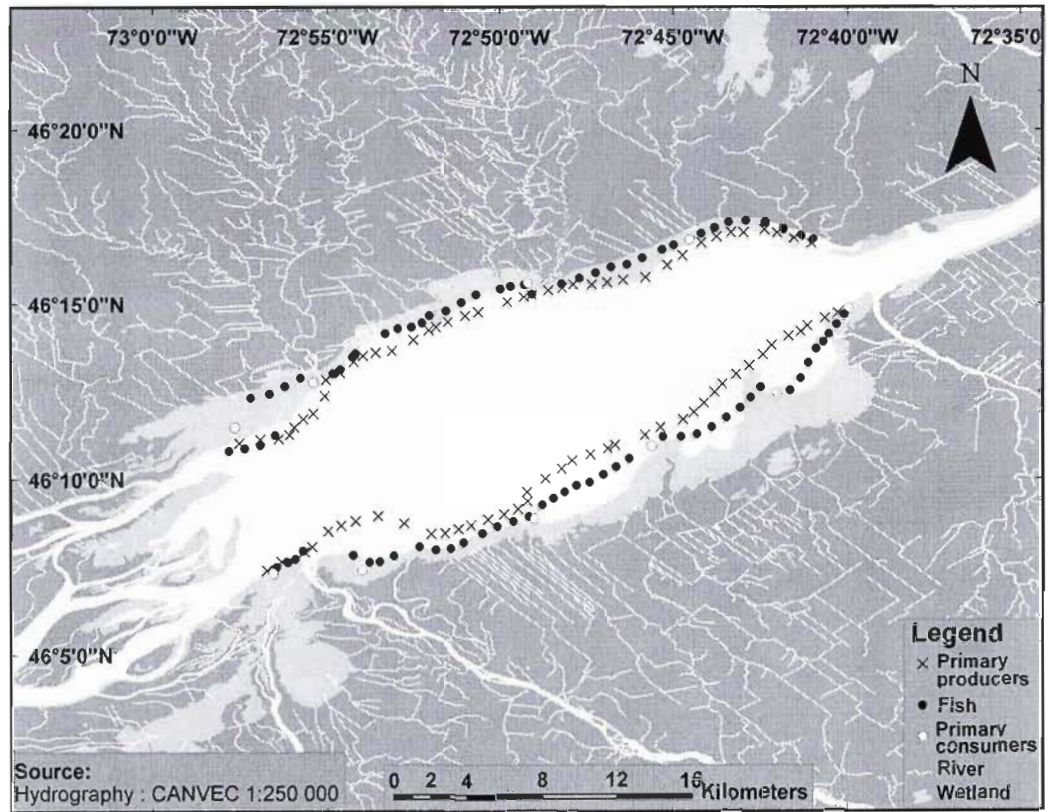


Fig. 2.1

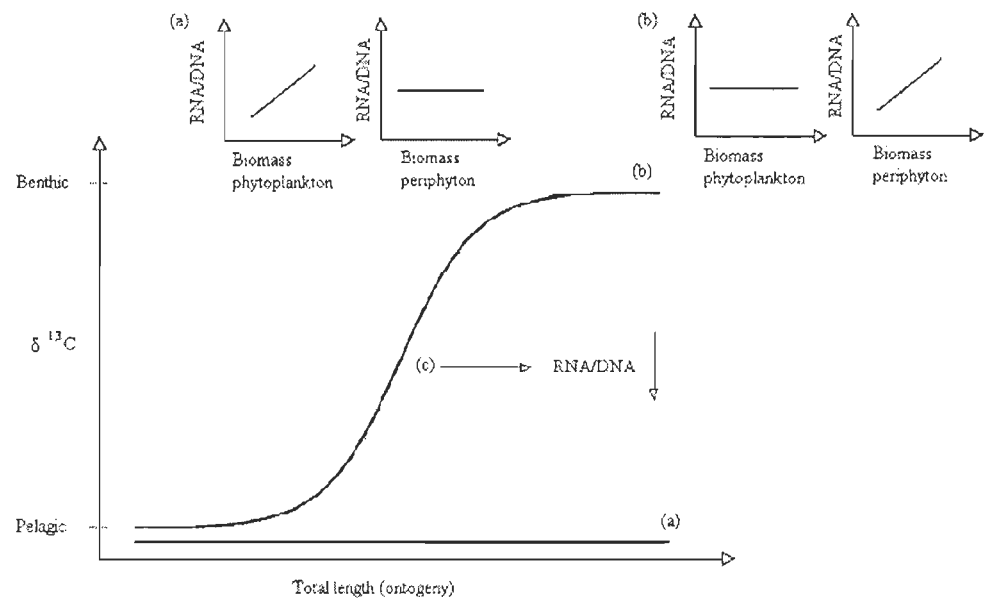


Fig. 2.2

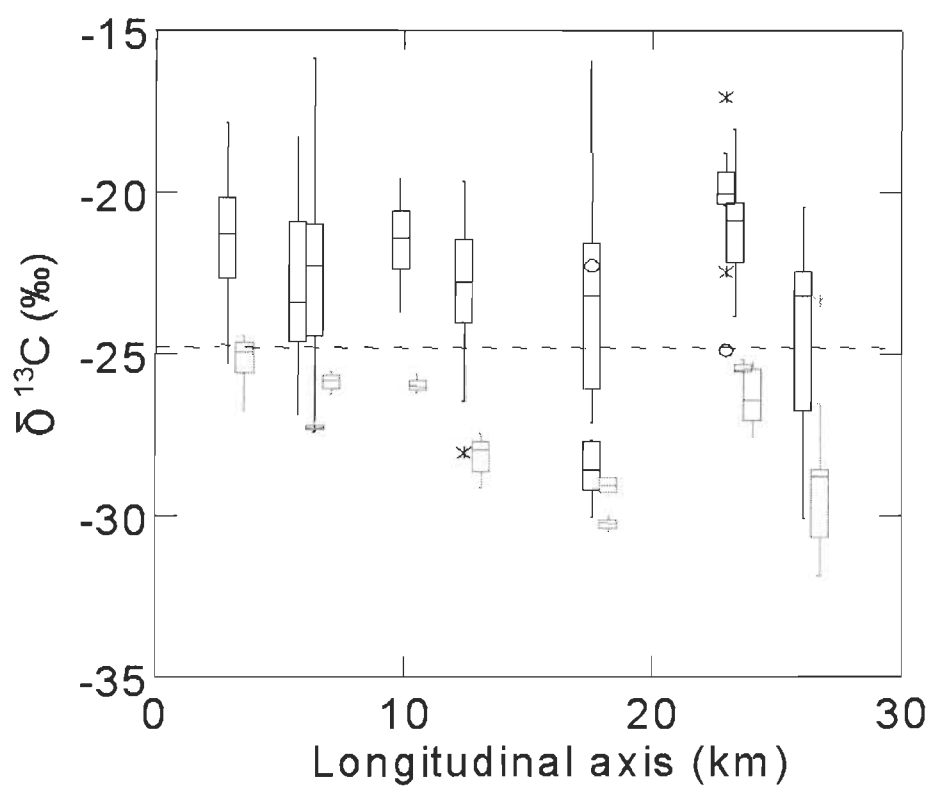


Fig. 2.3

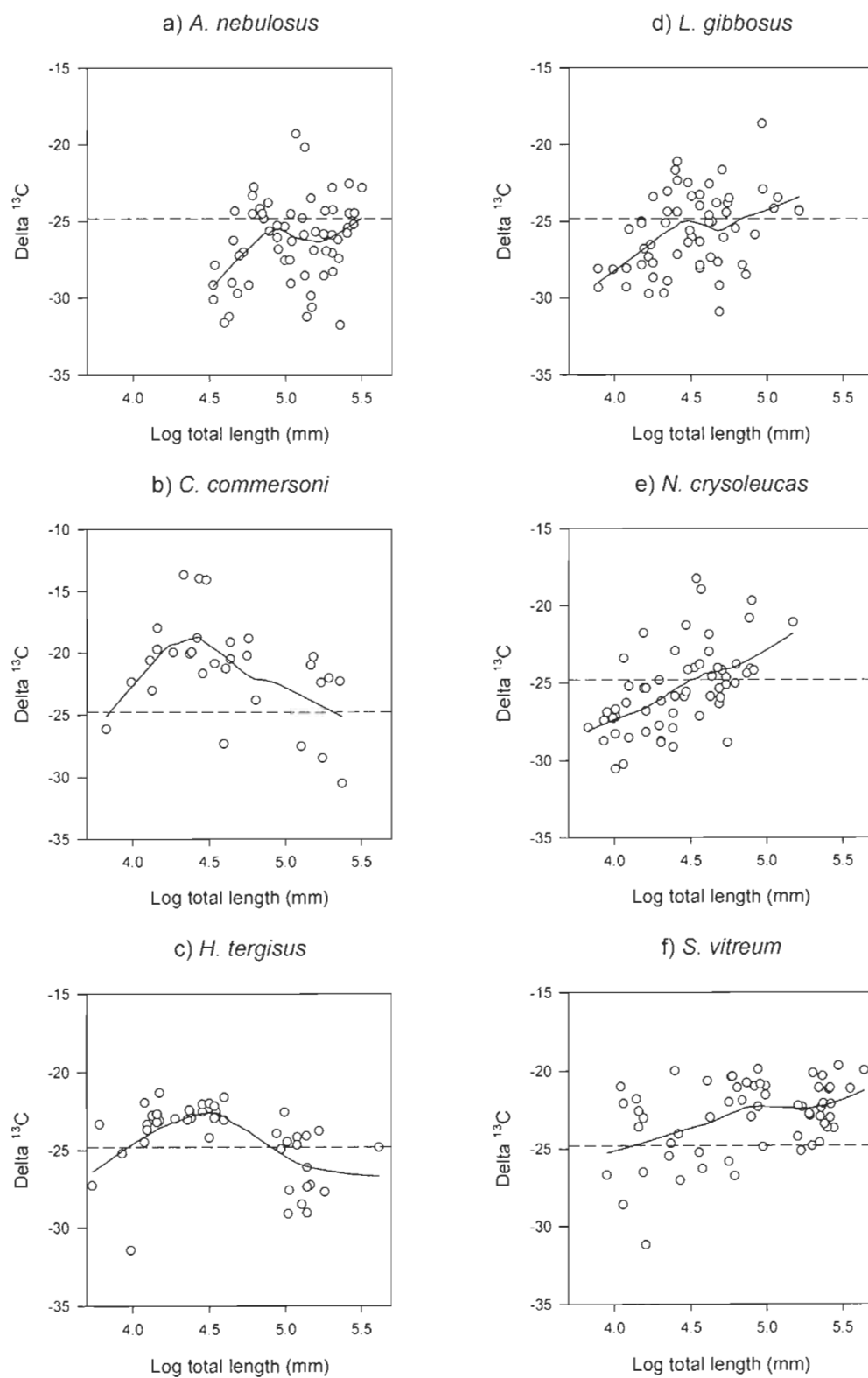


Fig. 2.4

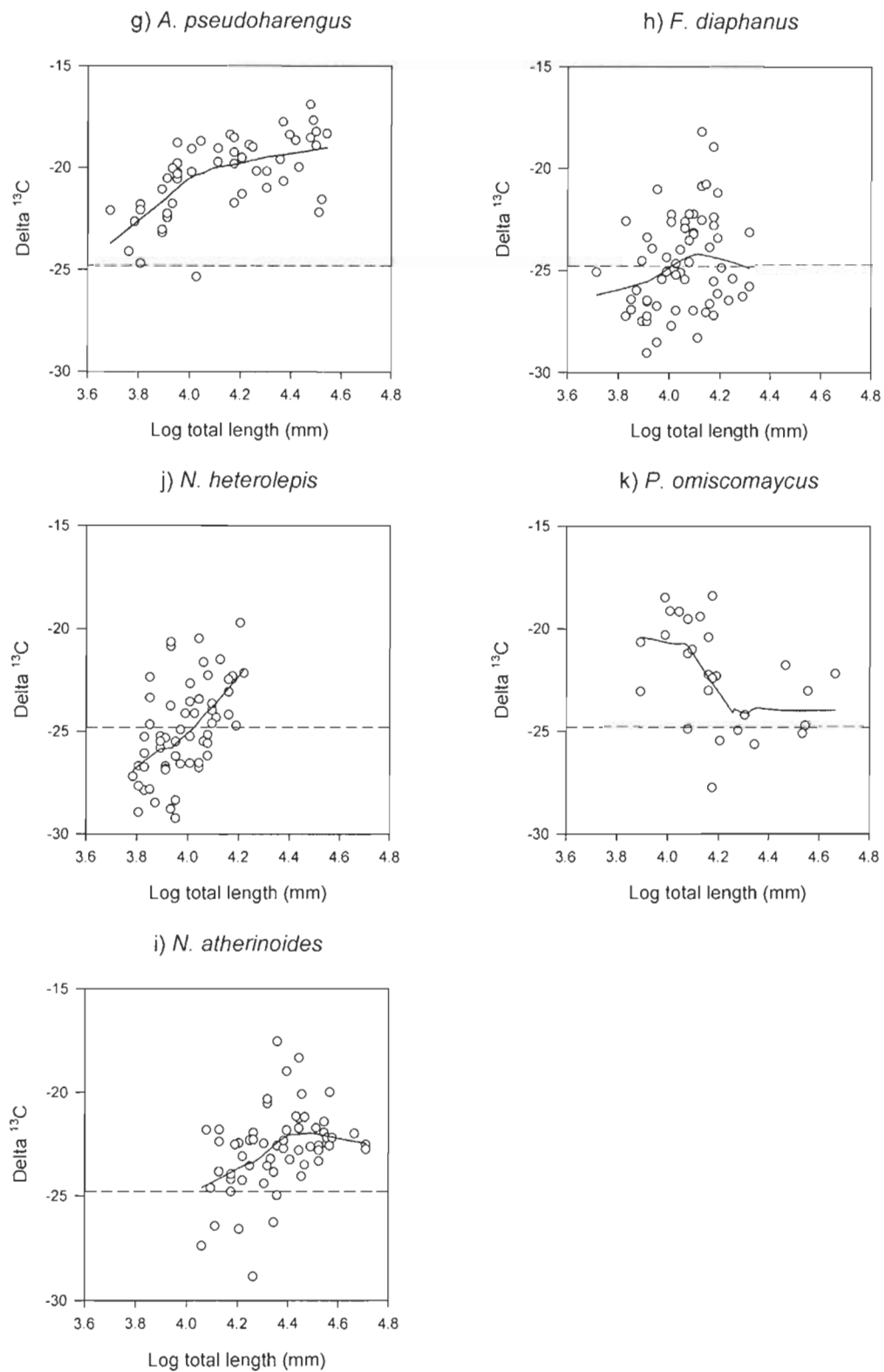


Fig. 2.4 (continued)

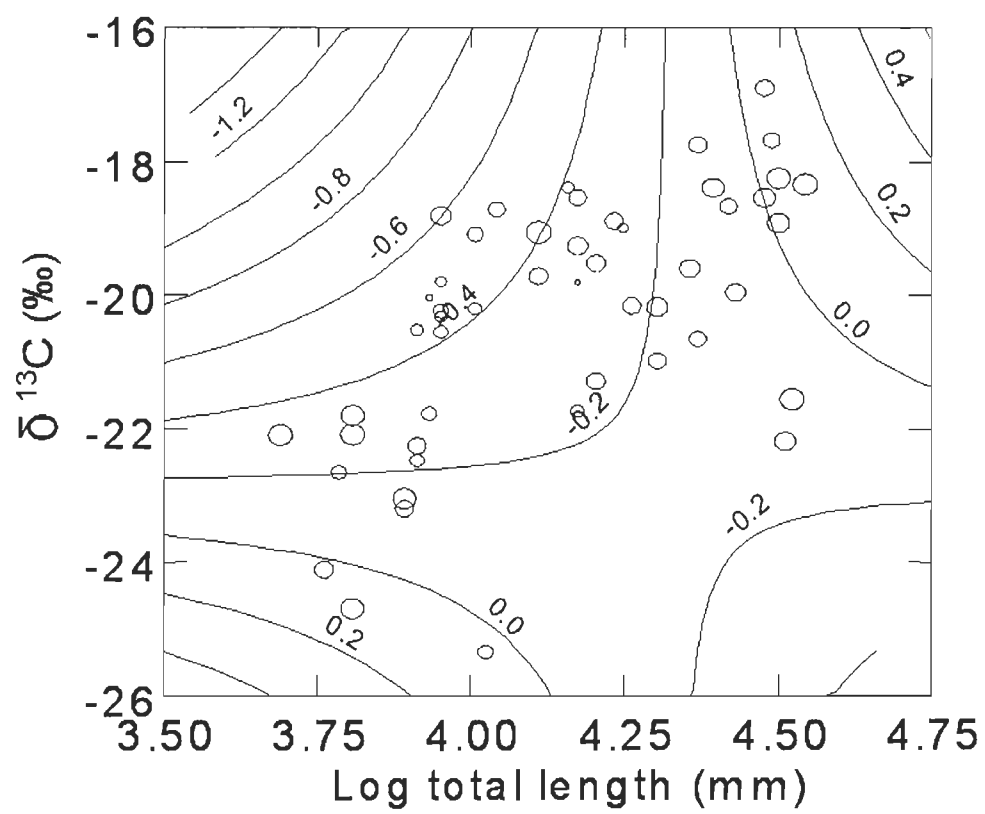


Fig. 2.5

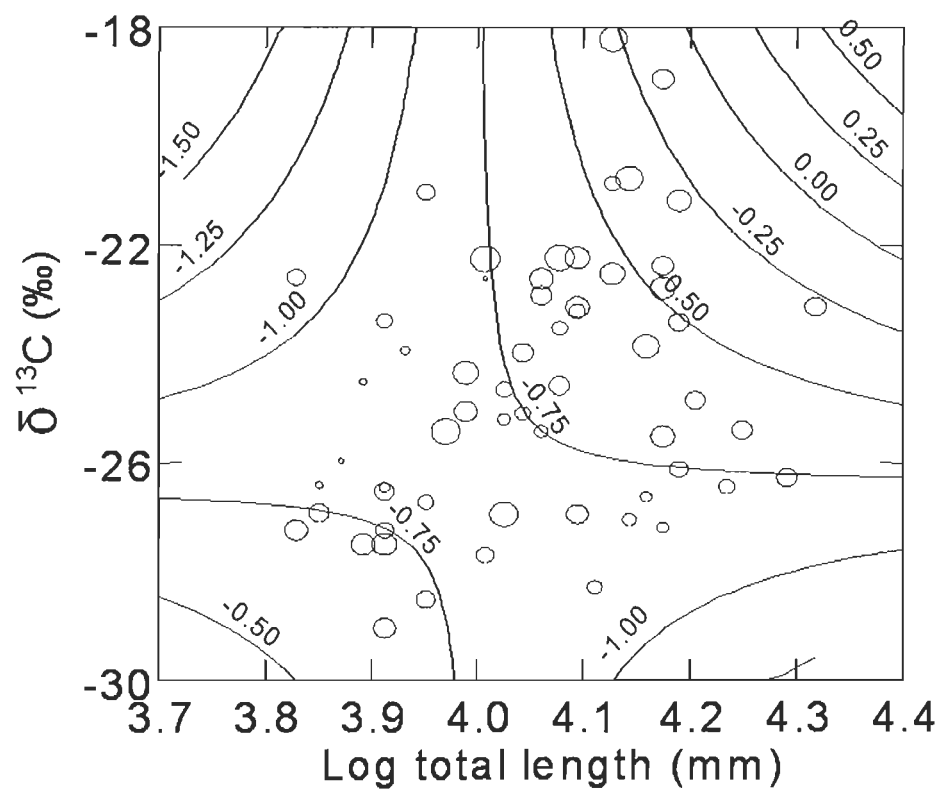


Fig. 2.6

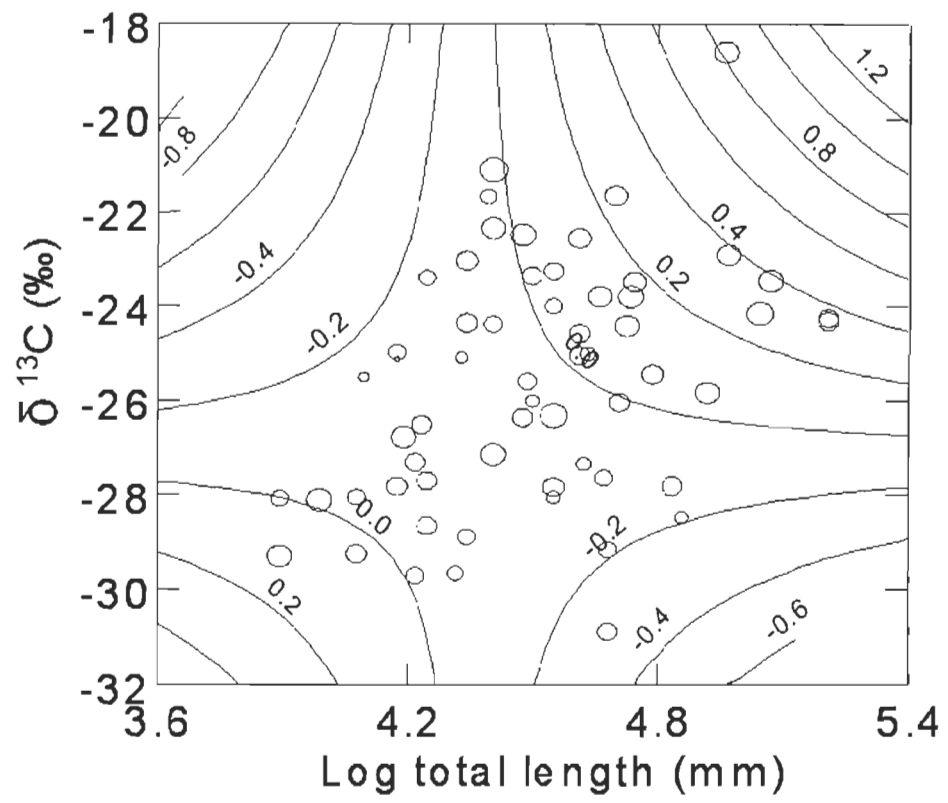


Fig. 2.7

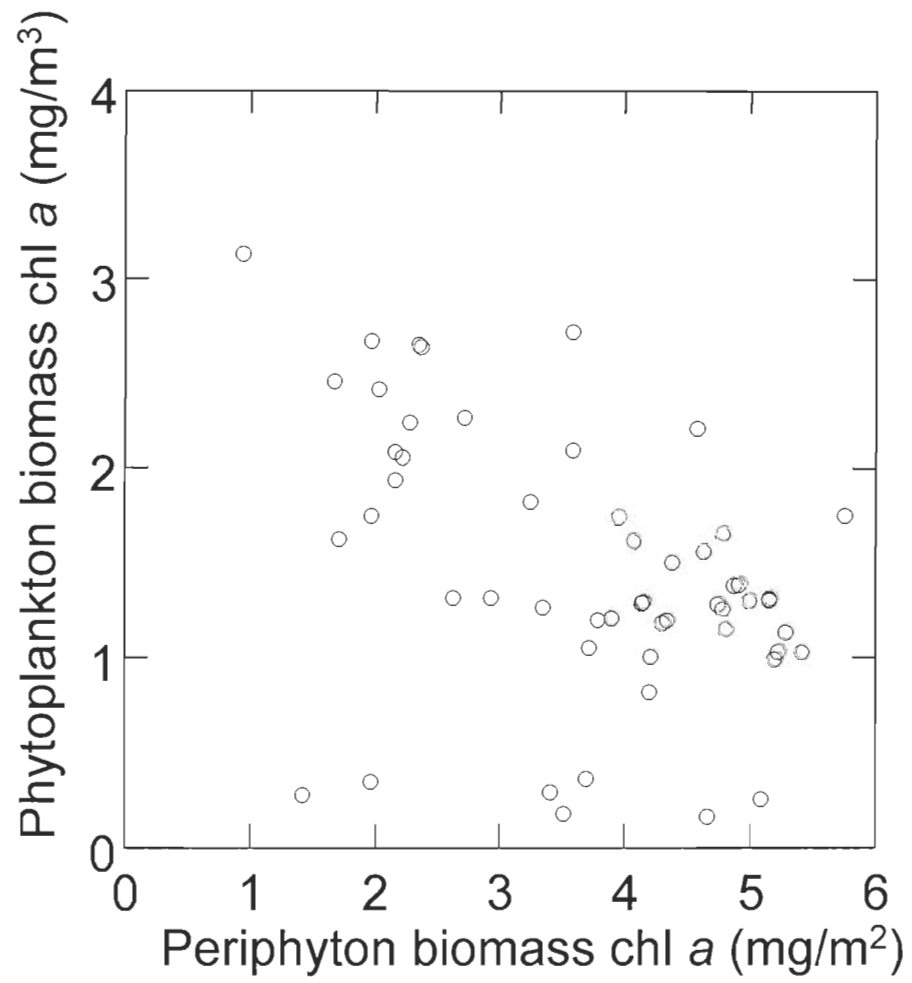


Fig. 2.8